

Betrachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Genus *Procris* F.¹⁾ (Lep. Zygaen.

Von Dr. B. Alberti, Merseburg.

A. Allgemeiner Teil²⁾

Noch vor wenigen Jahren waren wir über die Einteilung der Arten des Genus *Procris* so ungenügend unterrichtet, daß fast alle Angaben in systematischen Werken, Faunenverzeichnissen und Katalogen fraglich blieben. Erst die konsequente Anwendung der Genitaluntersuchungsmethodik durch verschiedene Forscher, wie Jordan, Naufock, Rjabov, hat einen grundlegenden Wandel im Stand unserer Kenntnisse herbeigeführt. Mit Recht darf die Gattung heute als Musterbeispiel für den oft überaus hohen Wert genitalmorphologischer Untersuchungen zur Klärung systematischer Schwierigkeiten angeführt werden.

Die Fortschritte werden am besten gekennzeichnet durch die Entwicklung der Artenzahl. Im Staudinger-Rebel-Katalog von 1901 sind nach rein äußeren Merkmalen insgesamt 25 Spezies aufgeführt, davon einige mit Fragezeichen und einige andere, die nach heutiger Kenntnis einander synonym sind. Jordan behandelt im „Seitz“ unter teilweiser Berücksichtigung der Genitalarmatur ebenfalls 25 Arten, doch sind auch hiervon verschiedene als artgleich oder nicht zum Genus *Procris* gehörig abzuziehen. Nach gegenwärtiger Kenntnis unter voller Berücksichtigung der Genitalunterschiede umfaßt die Gattung bereits nicht weniger als 49 gute Arten. Da hinzu kommen noch meh-

¹⁾ Für *Procris* ist der Genus-Name „*Adscita*“ Retzius prioritätsberechtigt, wie er von Bryk im *Lepidopterum Catalogus* von Embrik Strand, Berlin, 1936, aber auch schon von Tutt in „*British Lepidoptera*“ angewandt wird. Zur besseren Verständigung soll vorerst der Name *Procris* beibehalten werden, auch auf die Gefahr hin, unkorrekt und rückständig zu erscheinen. Die Systematik ist ja nur eine Hilfsdisziplin, die sich Erwägungen der Zweckmäßigkeit nicht ganz verschließen darf. So sollte man m. E. alten eingebürgerten Namen eine gewisse Karenzzeit zubilligen um der besseren Verständigung willen.

²⁾ Wesentliche Anregungen entnimmt diese Arbeit der Studie von W. F. Reinig „*Die Holarktis*“, Jena 1937.

rere unbeschriebene oder auf ihren Artwert noch nicht untersuchte, aber bereits benannte Formen. Dieser Fortschritt ist nur zum kleinsten Teil eine Folge neuer Erstfunde. Die weit überwiegende Zahl der neuen Arten steckte bereits seit Jahrzehnten falsch bestimmt in Sammlungen und wurde erst durch Genitaluntersuchung entdeckt.

Die systematische Neuordnung des Genus hatte weiterhin eine völlige Umgestaltung unserer Kenntnisse über die geographische Verbreitung der einzelnen Arten zur Folge. Selbst alte, schon lange bekannte und gesicherte Spezies erfuhren eine starke Korrektur ihres bis dahin angenommenen Verbreitungsgebietes. Ueberraschend deutlich schälten sich jetzt geographische Gruppenbildungen und Verbreitungszentren heraus, die vordem völlig unkenntlich gewesen waren. Die wichtigsten Ergebnisse seien kurz angeführt.

Aus Nordafrika sind bisher 8 gute Arten sicher bekannt. Nur 2 von ihnen finden sich auch in Europa und Vorderasien; Zentralasien erreicht keine mehr. Die anderen 6 Spezies sind in Nordafrika endemisch. Mit Spanien hat Nordafrika nach bisheriger Kenntnis, entgegen allen Erwartungen, überhaupt keine gemeinsame Art. Allerdings steht eine hinreichende Kenntnis der marokkanischen Fauna noch aus, so daß eine gewisse Korrektur dieses Befundes noch offen bleibt.

Von den bisher bekannten 11 *Procris*-Arten Zentralasiens sind nur 2, wenn wir das Kaukasus-Gebiet ausnehmen, auch in Vorderasien verbreitet, eine von diesen erreicht aber nicht mehr Kleinasien. Mit Europa und dem Kaukasus hat Zentralasien 3, mit Spanien nur noch 1, mit Nordafrika, wie schon erwähnt, gar keine gemeinsame Spezies mehr.

In Ostasien finden sich nach bisheriger Kenntnis nur 2 *Procris*-Arten, die beide im palaearktischen Gebiet weit verbreitet sind.

Von 8 bisher aus Iran bekannten Spezies erreichen nur 3 Kleinasien, nur eine Nordafrika bis Aegypten und 2 Europa bis zur südlichen Balkanhalbinsel bzw. Ungarn. Mit Zentralasien hat Iran nur eine gemeinsame Spezies. 5 Arten, davon allein 4 der *capitalis*-Gruppe haben bis auf weiteres für Iran als endemisch zu gelten.

Solche Feststellungen leiten über zur Frage nach dem stammbaummäßigen Aufbau des Genus. Bei Untersuchungen dieser Art muß man sich selbstverständlich von vornherein dar-

über klar sein, daß sie heutzutage noch mit sehr vielen Unsicherheitsfaktoren behaftet sind. Bei den Lepidopteren sind wir überdies bekanntlich mangels nennenswerter palaeontologischer Beweismittel gezwungen, stammesgeschichtliche Erkenntnisse oder besser Ansichten lediglich aus Biologie, Ökologie, Morphologie und geographischer Verbreitung rezenter Formen abzuleiten.

Die Biologie scheidet bei Studien in der Gattung *Procris* fast ganz aus, denn über die Entwicklung der ersten Stände, die Futterpflanzen u.s.w. sind wir bei den weitaus meisten Arten überhaupt noch nicht unterrichtet.

Etwas besser steht es mit ökologischen Gesichtspunkten. Aber auch hier klaffen noch weite Lücken und diese werden ebensowenig wie die biologischen in absehbarer Zeit geschlossen werden können, was mit der relativen Seltenheit des Materials und den fast ganz fehlenden Einzelbeobachtungen und entsprechenden Literaturunterlagen zusammenhängt. Immerhin aber kann gesagt werden, daß die Arten unserer Gattung den Schwerpunkt ihrer ökologischen Verbreitung recht einheitlich in der montanen und alpinen Felssteppen- und Mattenregion mit starker Ausstrahlung in reine Hügelsteppengebiete und xerotherme Niederungslokalitäten haben. In das mitteleuropäisch-sibirische Waldgebiet dringen nur wenige Arten vor und bewohnen auch hier dann meist xerotherme, eingesprengte Biotope mit kalkreichem Untergrund. In einzelnen Fällen allerdings sind Anpassungen auch an feuchte Örtlichkeiten, selbst Moorgebiete, abweichend von der Gattungsnorm erfolgt, so bei den häufigen und weit verbreiteten Arten *statices* L. und *pruni* Schiff., die zugleich auch am weitesten nach Norden vordringen.

Wichtige Anhaltspunkte für stammesgeschichtliche Studien bietet uns glücklicherweise der Habitus des *Imago*. Wenn diese Behauptung scheinbar im Widerspruch steht zu der Gleichförmigkeit der Arten und ihrer gerade darum so schwierigen systematischen Unterscheidung, so ist dem entgegenzuhalten, daß gerade die weitgehende habituelle Uebereinstimmung die wenigen Unterschiede umso bedeutsamer erscheinen läßt. In erster Linie handelt es sich hier um die Fühlerbildung. Sie war schon älteren Autoren Anlaß zur Zergliederung des Genus in Untergattungen für die spitzfühlerigen, stumpffühlerigen und knopffühlerigen Artengruppen. In der Tat ist nicht zu leugnen, daß die Fühlerbildung bei *Procris* einen hohen systematischen und stammesgeschichtlichen Unterscheidungswert hat.

Die Entwicklung der Fühlerform wird man sich vielleicht in folgender Weise vorstellen dürfen. Die ursprüngliche Form der Fühler ist die fadenförmige. Wir erkennen sie heute noch mehr oder weniger deutlich bei den konservativen ♀, besonders bei denen der spitzfühlerigen Arten. Aber auch die ♂ der mit *Procris* nahe verwandten australischen Gattung *Pollanisus* zeigen die letzten Fühlerendglieder noch fadenförmig bezw. nur schwach gesägt. Das gleiche gilt übrigens für die asiatischen *Artona*-Arten aus der benachbarten Subfamilie der *Zygaeninae*. Die nächste Entwicklungsstufe ist wohl bei den ♂ die Ausbildung von Kammzähnen, zunächst dünn und lang, wie bei *Pollanisus viridipulverulenta* Guér., später dichter und dicker werdend. Die längsten Kammzähne entwickeln sich zunächst nahe der Wurzel und werden von der Mitte der Fühlerlänge ab kürzer, so daß die Fühler sehr spitz zulaufen, wie bei der *pruni*- oder *notata*-Gruppe. Allmählich verschiebt sich die größte Länge der Kammzähne mehr nach der Fühlerspitze, wir erhalten den *subsolana*-Typ, noch stärker ausgeprägt bei *brandti* Alb. Auch die ♀-Fühler werden allmählich säge- und selbst kammzahnig, auch hier tritt dann eine Verschiebung der längsten Kammzähne gegen das Ende zu ein, wie ebenfalls bei *brandti*. In der weiteren Entwicklungsstufe verwachsen die Fühlerendglieder, wir haben die Urform der heutigen knopf- und stumpffühlerigen Arten. Diese Urform mag eine schwache Knopfbildung aufgewiesen haben, wie sie heute noch bei den *persepolis*-♀ erkennbar ist und auch bei den ♀ vieler anderer Arten als deutliche allmähliche Verdickung des Fühlerendes zu beobachten ist, z. B. bei den ♀ der meisten stumpffühlerigen Arten, während die ♂ dieser Arten zwar dickere, aber viel gleichmäßiger starke Fühler zeigen. In der weiteren Entwicklung tritt nun eine Verzweigung ein, indem einmal die Knopfform sich verstärkt bis zum *capitalis*-Typ, der auch beim ♀ starke Knopfbildung zeigt, andererseits erfolgt eine weitere Verwachsung von Fühlerendgliedern, aus der die heutigen stumpffühlerigen Arten mit beim ♂ meist 9 verwachsenen Endgliedern hervorgingen. Wenn eine Vorhersage nicht vermessen erscheint, so sei sie verbunden mit der Hoffnung ausgesprochen, daß wir gerade im vorderasiatischen Raum noch Zwischenformen des *brandti*-, *capitalis*- und stumpffühlerigen Typs finden könnten.

Ein weiteres habituelles Kriterium ist der Metallglanz. Man pflegt Arten ohne Glanzschuppen als phylogenetisch

ursprünglicher gegenüber den metallisch glänzenden Formen anzusprechen. Allerdings glaube ich, daß wir hier vielfach mit Parallelentwicklungen und auch Rückschlägen rechnen müssen. Die Intensität des Glanzes ist überdies bei einundderselben Art, ja selbst bei gleichen Populationen oft recht verschieden. So besitze ich z. B. Moortiere von *Procris pruni*, welche einen starken Glanz zeigen und Serien aus trockenen Kalkbiotopen ohne jeden Metallglanz. Wir haben hier also ein keineswegs völlig gefestigtes Merkmal, was übrigens in gewissem Grade auch für die Fühlerbildung zutrifft.

Eine relativ geringe Bedeutung für unsere intragenerischen Betrachtungen kommt der Geäderbildung zu. Abweichungen von der Gattungsnorm haben für *ampelophaga* Bayle zur Aufstellung einer besonderen Untergattung und selbst Gattung geführt, doch wird der Wert dieser Einteilung hinfällig durch die neuerliche Entdeckung der *Procris brandti* m., die nach den wenigen vorliegenden Stücken im Geäder der Gattungsnorm entspricht, aber sonst der *ampelophaga* zweifellos sehr nahe steht.

Als ein weiteres wichtiges Mittel zur Feststellung des Verwandtschaftsgrades haben wir bei *Procris* die Morphologie der Genitalarmatur. Allerdings ist hinreichend bekannt erst die des ♂, während die Armatur des entwicklungsgeschichtlich konservativeren und darum sicher ebenfalls sehr aufschlußreichen ♀ noch näherer Studien bedarf. Ueber die Beurteilung des Verwandtschaftsgrades nach den Genitalien gehen die Erfahrungen der Forscher bekanntlich auseinander. Einerseits wurde gefunden, daß gerade nahe verwandte Arten stark verschiedene Genitalformen aufweisen, während bei anderen Gruppen der umgekehrte Fall zutrifft. Für *Procris* gilt ganz eindeutig der Satz, daß, je näher 2 Arten sich stammesgeschichtlich stehen, umso ähnlicher ihre Genitalapparate, im Ganzen betrachtet sind. Die Veränderlichkeit der einzelnen Genitalteile ist dabei verschieden. Im allgemeinen habe ich bei *Procris* auf Grund zahlreicher Untersuchungen den Eindruck gewonnen, daß die Valvenform stabiler ist als die des *Aedoeagus* und daß die Bedornung des letzteren die größte Veränderlichkeit zwischen den einzelnen Arten aufweist. Dadurch dürfte wieder sekundär in vielen Fällen die Form des *Aedoeagus* beeinflusst und bestimmt werden.

Der letzte, aber ebenfalls außerordentlich wertvolle Anhalt für die stammesgeschichtliche Erforschung des Genus liegt in

der schon kurz berührten geographischen Verbreitung der einzelnen Arten. Wir haben bei den flugträgen *Procris*-Arten die Tatsache einer sehr klaren geographischen Gliederung, vielfach stark begrenzter Verbreitungsgebiete der Arten und Artgruppen und damit im Zusammenhang oft sehr klare Vikarianzverhältnisse. Wie auch schon angedeutet wurde, lassen sich einige deutliche Verbreitungszentren erkennen. Sie liegen in Zentralasien, Iran und dem Mediterrangebiet, letzteres wieder aufgespalten in sekundäre Zentren: Nordafrika östlich bis Tunis, Spanien, und weniger bedeutend bzw. noch unzulänglich erforscht und gegliedert Italien, die Balkanhalbinsel und Syrien-Anatolien-Armenien.

Gehen wir von der Annahme aus, daß die europäische Tertiärfauna vom ostasiatischen Angara-Kontinent ihren Ausgang genommen hat oder vielleicht auch die speziellen Vorfahren des Genus *Procris* von einem vor- oder frühmiocaenen südasiatischen Entwicklungszentrum aus sich verbreitet haben, so können wir im mittleren Asien jedenfalls die ältesten Siedlungsstätten des Genus vermuten und von dort ein schrittweises Vordringen annehmen. Dieses Vordringen mag in der Hauptsache südlich des sarmatischen Binnenmeeres im ausgehenden Tertiär erfolgt sein, so daß wir als erste Etappe die Gebiete des heutigen nördlichen Iran, als nächste die des Mediterraneums ansehen wollen. Es ist wichtig, daß diese Annahme im Einklang steht mit den großen Zügen der heutigen geographischen Gruppierung der Arten nach ihren morphologischen Merkmalen. Die stammbaummäßig rezent geschlossenste und am vollständigsten erhaltene, also auch aus diesem Grunde jüngste Gruppe, die der stumpffühlerigen Arten ist fast ganz auf die letzte Besiedelungsetappe, das Mediterrangebiet beschränkt. In Zentralasien oder Iran finden wir keine autochthonen, endemischen Arten dieser Gruppe mehr. Der wahrscheinlich etwas ältere Zweig der knopffühlerigen Arten hat ebenfalls in Zentralasien (außer Chitral) noch keinen Vertreter, reicht aber auch in das Mediterrangebiet nur ganz schwach mit einer bis zur südlichen Balkanhalbinsel vordringenden Art, *capitalis* Stgr. Auch die knopffühlerigen Arten bilden noch heute eine recht geschlossene, morphologisch wenig divergierende Gruppe. Dagegen ist erwartungsgemäß der älteste Zweig, der der spitzfühlerigen Arten morphologisch und geographisch sehr stark aufgespalten mit stark isolierten Einzelformen und sekundären Entwicklungs-

gruppen, wie dem nordafrikanischen *cognata*-Typ¹⁾ dem ost-mitteländischen *chloros-graeca*-Typ oder der asiatisch-pontischen *budensis*-Gruppe.

Mit den soeben getroffenen Feststellungen zur geographischen Verbreitung überschreiten wir bereits die Grenze einer nur rein stammbaummäßigen Betrachtung und sehen uns vor das Wagnis gestellt, diese Betrachtungen zu einem historisch-genetischen, also im eigentlichen Sinne entwicklungsgeschichtlichen Versuch zu gestalten. Im Hinblick hierauf gelangen wir als erstes zu der Feststellung, daß man bei der geographischen Artverteilung 3 verschiedene Fälle von Arthäufungszentren zu unterscheiden hat.

1) solche Zentren, die eine Häufung heterogener Arten zeigen, ohne daß diese für das fragliche Gebiet endemisch wären. Wir erkennen in solchen Zentren wenig mehr als rezente ökologische Optima ohne größeren entwicklungsgeschichtlichen oder verbreitungsgeschichtlichen Wert. Hier wäre als Beispiel für das Genus *Procris* Ungarn mit 11 oder die Balkanhalbinsel mit gar 14 verschiedenen Arten zu nennen.

2) solche Zentren, die eine Häufung morphologisch heterogener Endemismen zeigen. Solche Zentren sind z. B. Spanien, das 4, mit Südfrankreich 5 endemische Arten besitzt, oder Zentralasien mit 8 Endemismen. Sie sind in gleicher Weise entwicklungsgeschichtlich wie verbreitungsgeschichtlich von Interesse.

3) solche Zentren, die eine Häufung morphologisch homogener, also nahe verwandter Arten als Endemismen aufzeigen. Hierher gehört in erster Linie Iran mit seiner fast endemischen *capitalis*-Gruppe, aber auch Nordafrika. Sie sind besonders entwicklungsgeschichtlich von Interesse, lassen aber selbstverständlich auch wichtige verbreitungsgeschichtliche Schlüsse zu.

Mehr oder weniger werden die genannten drei Arten von Häufungszentren vielfach ineinander übergehen, d. h. Mischzentren sein, aber ihre grundsätzliche Unterscheidbarkeit bleibt unbestreitbar.

Um in Sonderheit die unterschiedliche Bildung der Zentren vom obigen Typ 2 und 3 zu erklären und damit im Zusammenhang die entwicklungsgeschichtlichen Betrachtungsgrundlagen unseres Versuches zu vervollständigen, müssen nunmehr noch

¹⁾ Gemeint ist hier *cognata* Luc., welche identisch ist mit *gigantea* Nfck.

diejenigen Faktoren kurz erörtert werden, die nach heutiger Ansicht in erster Linie als artbildende (und artzerstörende) in Frage kommen. Da andererseits diese Faktoren einer exakten quantitativen und qualitativen Bewertung und Abschätzung gegeneinander zur Zeit noch wenig zugänglich sind, so bleibt das Bild, welches wir zu gewinnen wünschen, selbstverständlich auf das stärkste mit hypothetischen und spekulativen Unsicherheitsfaktoren belastet. Nichtsdestoweniger wäre es m. E. falsch, um dieser Unsicherheit willen ganz auf derartige Versuche zu verzichten. Im Gegenteil sollten sie mehr als bisher angestellt werden, denn umso mehr und öfter werden sich gleichgeartete Verhältnisse bei den verschiedenen Tiergruppen zeigen und werden sich daraus in zunehmendem Maße Wahrscheinlichkeitsbeweise für bestimmte Gesetzmäßigkeiten und Zusammenhänge allgemein gültiger Art ableiten lassen.

Als artbildende und artzerstörende Faktoren möchte ich in erster Linie ansprechen: die Zeit, die geographische Isolierung, Klima und Pflanzenkleid und ihre Umgestaltung in den geologischen Zeiträumen und schließlich auch die palaeogeographischen Veränderungen der Umrisse von Land, Wasser und Gebirge als Voraussetzungen für die Ausbreitungsmöglichkeiten der Tiere und etwaiger geographischer Isolierung.

Je weiter wir uns von der Gegenwart zeitlich rückwärts bewegen, umso unsicherer wird der Boden unserer Betrachtungen in allen vorgenannten Punkten. Dies gilt zunächst vom Zeitfaktor. Mit einiger Sicherheit läßt sich nur sagen, daß die Zeitdauer der Ausprägung von Rassen im Durchschnitt 5000 bis 20000 Jahre betragen dürfte. Der Beweis hierfür liegt in der Tatsache gewisser rassischer Differenzierung vieler Arten in solchen Gebieten, die noch in der letzten Hauptglazialperiode vom Eis überdeckt gewesen sind. Erwähnt seien die Rassenbildung auf den britischen Inseln, in Norddeutschland, Skandinavien und besonders deutlich im zentralen Teil der Alpen. Die zahlreichen Kleinrassen von *Parnassius apollo* L. in den Alpen sind nicht anders als postglazial entstanden zu denken. Gleiches gilt für andere variable Arten, wie *Zygaena*-Arten, *Erebia* usw. Damit wird aber wahrscheinlich, daß die Rassenbildung ganz allgemein auch in anderen Gebieten im Durchschnitt und größenordnungsmäßig keine anderen Zeiträume beanspruchen dürfte. Diese Annahme möchte ich allerdings in der Hauptsache nur auf die sogenannten Kleinrassen bezogen

wissen, nicht auch auf vikariante oder gar disjunkte geographische Unterarten.¹⁾ Immerhin sind wir wohl berechtigt, auch die Differenzierung mancher dieser Einheiten im postglazialen Zeitraum zu erwägen. Ja, sogar bei einigen, besonders hochalpinen Endemismen, die heute als gute Arten gewertet werden, kann man vielleicht postglaziale Entstehung vermuten. Die Differenzierung der weit überwiegenden Mehrzahl von Arten und geographischen Unterarten muß man aber zweifellos in das Diluvium zurückverlegen und viele noch rezente Spezies werden sogar ihr Alter noch auf den letzten Abschnitt des Tertiär, das Pliocaen zurückführen können (arktotertiäre Elemente im Sinne Englers).

Vom Miocaen ab, dem Zeitalter gewaltiger geologischer Veränderungen auf der Erdoberfläche, insbesondere der großen Gebirgsfaltungen, werden unsere Aussagen völlig unsicher. Immerhin gibt es auch jetzt noch gewisse Anhaltspunkte für Altersbestimmungen. Durch Analogieschluß aus palaeontologischen Funden in anderen Tiergruppen dürfen wir wohl annehmen, daß nur wenige Lepidopteren-Familien jenseits des Tertiär ihren Ursprung genommen haben, und für Käfer haben die aufsehererregenden jüngsten Funde in der eocaenen Braunkohle des Geiseltales bekanntlich ergeben, daß im günstigsten Falle Uebereinstimmung mit rezenten tropischen Subfamilien besteht. Diese Tatsachen passen durchaus in ein Schema, welches etwa dahin lautet, daß die hauptsächliche Artbildung rezenter Formen bei Lepidopteren wahrscheinlich im Diluvium und Pliocaen, die Differenzierung der Untergattungen im Pliocaen und Miocaen, die der Genera im Miocaen und Oligocaen, die der Subfamilien im Oligocaen und Eocaen und die der Familien im Eocaen und Palaeocaen zu suchen sein wird.

Für Zwecke unserer speziellen Fragestellung in dieser Arbeit interessiert im wesentlichen nur die jüngste Vergangenheit, das Diluvium und ausgehende Pliocaen. Berücksichtigen wir den hervorragenden artbildenden Faktor der geographischen Isolierung und folgen der Köppen-Wegner'schen Theorie der Eiszeitursachen sowie den Ergebnissen der Strahlungs-

¹⁾ Selbstverständlich muß man sich klar sein, daß scharfe, objektive Grenzen zwischen Groß- und Kleinrassen nicht existieren, ebensowenig, wie man leider im allgemeinen ökologische und geographische Rassen zu unterscheiden pflegt. Selbst der Artbegriff in seiner klassischen Abgrenzung gerät ja in Verfolg der neuen Forschung immer mehr ins Wanken.

berechnungen durch Milankovitch, so haben wir in jedem der einzelnen 4 oder 5 Haupteisvorstöße mit ihrer entsprechenden Zahl gemäßigter bis subtropischer Interglazialperioden des Diluviums zweifellos wichtige Ursachen der Artbildung zu betrachten und es wird unsere Aufgabe sein, uns Vorstellungen über die mögliche stammbaummäßige Eingliederung des Genus *Procris* in seinen jüngsten Entwicklungszweigen in diese Artbildungsperioden der einzelnen Eisvorstöße zu machen. Mit einer solchen Arbeitsweise legen wir dann zugleich als Mindestdauer der Artdifferenzierung jeweils eine solche Glazialperiode fest. Da die Geologen für das ganze Diluvium heute einen Zeitraum von etwa 700 000 Jahren ansetzen, so kommen wir für die Mindestzeitdauer der Speziesdifferenzierung von geringen Ausnahmen abgesehen auf 100 000 bis 200 000 Jahre. Diese Annahme steht in einem guten Verhältnis zu dem oben erwähnten Zeitmaß von 5000 bis 20 000 Jahren für die Rassenbildung vieler Arten.

Als Ursachen diluvialer Artbildung hat man aber nicht nur die Verschiebung und Isolierung der Areale durch Eisvorstöße und Gebirgsvergletscherung anzusehen, sondern auch die Verschiebungen der Pflanzenformationen infolge der Klimaänderungen. Wenn in Verfolg eines Eisvorstoßes der Wald südwärts oder an Gebirgen abwärts wich und Steppen- und Felsheidenbiotope durch Busch- und Waldbiotope verdrängt wurden, wie es für die Mittelmeerländer vielfach anzunehmen ist, so lag auch hierin ein isolierender, artbildender oder artzerstörender Faktor. Wenn dann in warmen Interglazialperioden im Verlauf von Jahrtausenden der Wald wieder nordwärts und an Gebirgshängen aufwärts vordrang und selbst durch Steppe und diese vielleicht wieder durch Wüste verdrängt wurde und nur inselartige Standorte der bisherigen Fauna sich erhielten, so ist auch hierin ein artbildender Anlaß zu erkennen. Berücksichtigen wir weiter, daß solche Refugien besonders Gebirgsgegenden gewesen sein werden mit ihrem vielseitigen Klima und Pflanzenwuchs, aber auch ihren für die Isolierung einzelner Populationen günstigen topographischen Struktur und denken wir weiter an die Tatsache, daß in Gebirgsgegenden eine besonders wirksame Sonneneinstrahlung mit vielen kurzwelligen Komponenten herrscht, ultraviolette Strahlen aber nach neuen Erkenntnissen die spontane Mutationsrate besonders wirksam erhöhen, so haben wir in diesen Tatsachenkombinationen einen weiteren Fingerzeig für die Probleme

der Artbildung und der Genzentren. Im einzelnen alle diese Faktoren hinsichtlich ihrer tatsächlichen Auswirkungen zu übersehen, sind wir heute noch nicht in der Lage, wir können sie nur mehr oder weniger summarisch in unsere Ueberlegungen einsetzen.

Schließlich bleibt noch die Frage der palaeogeographischen Gestaltung des rezenten Verbreitungsgebietes unseres Genus zu berücksichtigen. Wenn Europa noch im Oligocaen und vorher ein subtropisches Inselmeer war, so können wir schwerlich die rezente Gruppierung der Arten und Artgruppen und ihre Lebensbedingungen hiermit in Einklang bringen, und wenn im Miocaen die Faltung der großen Gebirgszüge der Palaearktis und damit auch die der Alpen und Pyrenäen erfolgte, so sind diese Vorgänge erst die Voraussetzung für die heutige Verbreitung unserer Procrisarten und die Gruppierung ihrer Verwandtschaftskreise. Wir schließen daraus, daß vor dem Miocaen vermutlich unser Genus überhaupt noch kein Bestandteil der europäischen Tertiärfauna gewesen sein wird. Damit im Einklang steht, daß trotz der heute reichen Entwicklung der Gattung im westmediterranen Raum kein Vertreter auf den wahrscheinlich im Miocaen vom Festland abgetrennten Kanarischen Inseln zu finden ist, während Kreta, Cypern, die Aegeis-Inseln und Korsika-Sardinien einige wenige Arten, aber keine Endemismen, beherbergen. Die Isolierung dieser Inseln fällt aber viel später, zum Teil wohl erst in das Diluvium. Mehrere Procris-Species besitzt das noch später, vielleicht erst postglazial von Italien getrennte Sizilien.

Wir haben nun noch die Aufgabe, zu versuchen, die oben genannten drei Kategorien von Arthäufungszentren ihrem Wesen und ihrer Entstehung nach zu deuten.

Das erste dieser Zentren charakterisierten wir durch eine Häufung nichtendemischer Arten und führten für das Genus Procris Ungarn als Beispiel an. Manche Autoren sehen grade in diesem Gebiet ein wichtiges tier- und pflanzengeographisches Entwicklungszentrum. Ich bin der Ansicht, daß die Arthäufung bei unserer Gattung hierfür keine Beweise enthält und glaube, daß diese Artenhäufung nicht älter als postglazialer Herkunft ist. Ihren Anlaß sehe ich in erster Linie darin, daß bekanntlich Ungarn der tangentielle Berührungspunkt mehrerer Verbreitungs- und Entwicklungskreise ist. Hier treffen die glazial verdrängten Südost- und Südwestfaunen bei ihrer Wiederausbreitung aufein-

ander. Dahinzu kommt die Lage fast am Rande der Alpen und der Balkangebirge sowie im Auslauf der postglazialen sibirischen Wiedereinwanderung. Endemismen der Gattung *Procris* besitzt Ungarn nicht und die Fauna ist entwicklungsgeschichtlich schon wegen der Nachbarschaft zu den glazialen Vereisungsgebieten des Nordens, der Alpen, Karpathen und Balkangebirge ohne nennenswerte Bedeutung. Der Faktor der artbildenden Isolierung fällt in Häufungszentren vom Typ Ungarn stets fort. Ueber die interglaziale oder präglaziale Fauna können wir Aussagen nicht machen. Reliktarten aus diesen Zeiten lassen sich nicht nachweisen, sie dürften die Vereisungen hier kaum überstanden haben. Die einzige Bedeutung Ungarns im Diluvium scheint mir in der Tatsache zu liegen, daß es eine wichtige Durchzugsstraße zwischen dem sarmatischen Meer und dem Mittelmeer gewesen sein muß.

Ganz anders ist der Typ 2 der Häufungszentren zu bewerten. Wir haben ihn charakterisiert durch zahlreiche endemische Arten heterogener Herkunft und nannten im besonderen die Pyrenäenhalbinsel als Beispiel. Sie ist ein typisches Flucht- und Relikt-Becken der Glazialzeiten. Die Wirkung der Isolierung durch Vergletscherung der Pyrenäen und Vernichtung vieler oder aller Faunenelemente nördlicherer Standorte hat hier zur Bildung neuer Arten geführt. Diese Artbildungen vollzogen sich bei sehr verschiedenen Gruppen. Die endemische *predotae* Nfck. gehört zu der stark isolierten *pruni*-Gruppe, *hispanica* m. gehört zur afrikanischen Gruppe spitzfühleriger Arten, *praedicta* Alb. u. Nfck.¹⁾ und wahrscheinlich auch *jordani* Nfck. gehören zum *manni*-Zweig der stumpffühlerigen Arten und *schmidtii* Nfck. gehört zum *statices*-Zweig der gleichen Gruppe. Es ist nun wichtig, daß der taxonomische Abstand dieser Endemismen von ihren nächsten Verwandten offenbar nicht gleichmäßig ist. Dies trifft besonders deutlich für die beiden Vertreter des *manni*-Zweiges zu, von denen *praedicta* der nord- und ostmediterranen *manni* zweifellos so nahe steht, daß man hier eine echte Vikarianz, die ich ihrer Entstehung nach frühestens auf die Rißeiszeit zurückführen möchte, annehmen kann, während *jordani* einen sehr viel größeren taxonomischen Abstand besitzt und daher in einer früheren Vereisungsperiode entstanden sein muß. Für *predotae* erscheint der Abstand von *pruni* beträchtlich größer als der von *schmidtii* zu *statices*, so

¹⁾ Die Beschreibung dieser neuen Art wird an anderer Stelle erfolgen.

daß wir vielleicht die Entstehung von *schmidtii* und *praedicta* in die gleiche Glazialperiode, die von *jordani* und *predotae* ebenfalls gemeinsam, aber in eine frühere Periode verlegen dürfen. Alle 4 Arten haben übereinstimmend ihre nächsten Verwandten in Frankreich und zeigen zum gegenüberliegenden Nordafrika nicht die leiseste Beziehung, die Pyrenäen-Vereisung ist also mit Sicherheit als Ursache ihrer Entstehung anzunehmen. Auf ganz andere Beziehungen deutet dagegen, wie schon erwähnt wurde, *hispanica* hin. Ihre gesamte nächste Verwandtschaft findet sich in Nordafrika und ihre Differenzierung von dieser muß auf die Isolierung durch das Meer zurückgeführt werden. Fraglich ist nur, ob sich die nordafrikanische Gruppe von der spanischen Form ableitet, oder, was wohl wahrscheinlicher ist, die spanische *hispanica* ein Abkömmling des afrikanischen Zweiges ist. Im ersteren Falle wäre der Wanderweg der ganzen Gruppe in ihrer Urform nördlich des Mittelmeeres über Spanien nach Afrika erfolgt, in letzterem Falle aber sicherlich über Syrien längs des Südrandes des Mittelmeers. Da auch im Diluvium eine kurzwährende Landverbindung zwischen Spanien und Nordafrika angenommen werden kann, ist es sehr wohl denkbar, daß über eine solche schmale Landbrücke nur eben eine einzige Form des Genus herüberwechselte, im übrigen aber die Faunen streng getrennt blieben, soweit es sich um die flugschwachen *Procris* handelt. Postglazial oder spätinterglazial hat sich wohl dann *hispanica* über die Pyrenäen hinweg bis Südfrankreich und die Südwestalpen ausbreiten können und hat sich hier zu der besonderen Form *danieli* m. entwickelt.

Im Ganzen betrachtet, haben wir also beim Typ 2 der Arthäufungszentren ein Gebiet vor uns, welches charakterisiert ist durch periodischen Wechsel von Anschluß und Abschluß gegenüber benachbarten Landschaften, das aber niemals eine langdauernde allseitige Isolierung mit allen ihren noch zu besprechenden Folgen erfahren hat.

Nicht ganz so klar wie Spanien erscheint Zentralasien als Vertreter des Typ 2 unserer Einteilung. Wir haben hier bereits ein Mischzentrum, in dem auch Merkmale vom Typ 3 erkennbar sind. Die Endemismen setzen sich nur aus spitzfühlerigen Arten, dazu als Gruppenendemismus die halbstumpffühlerigen Arten vom *subtristis*-Typ, zusammen. Diese kleine Gruppe, dazu eine Häufung von Vertretern des *budensis*-Zweiges lassen erkennen, daß in Zentralasien kein regelmäßiger perio-

discher An- und Abschluß gegen die Nachbargebiete vonstatten ging, sondern offenbar zu den isolierenden Wirkungen der periodischen Eisvorstöße durch Vergletscherung der Gebirgszüge auch noch eine Abriegelung über längere Zeiträume infolge Wüsten- und Steppenbildungen erfolgte, so daß in diesen Zeiträumen nicht nur einzelne neue Arten sondern ganze Artgruppen entstehen konnten. Dies ist aber das Merkmal für den Typ 3 unserer Einteilung. Immerhin sind die Endemismen Zentralasiens aus der weitverzweigten spitzfühlerigen Gruppe heterogen genug, um dieses Entwicklungszentrum dem spanischen ähnlich erscheinen zu lassen.

Einen überwiegend entwicklungsgeschichtlich homogenen Charakter tragen dagegen das nordafrikanische und noch mehr das iranische Zentrum. Von 6 nordafrikanischen Endemismen gehören 4 dem gleichen Entwicklungszweig spitzfühleriger Arten an, gekennzeichnet durch eine besondere, bei keiner anderen *Procris*-Art außer *hispanica* wiederkehrenden Form des *Aedoeagus*. Nach Habitus und Genitalapparat können wir diese 4 Arten wieder in 2 Gruppen teilen, nämlich *cognata* Luc. und *maroccana* Nfck. einerseits und *orana* Aust. (= *algirica* Rths.,) sowie *reisseri* Nfck. andererseits. Soweit wir über die Verbreitung dieser Arten bisher unterrichtet sind, scheinen *cognata* und *orana* die jeweils östliche Vikariante zu den im marokkanischen Atlas fliegenden westlichen *maroccana* und *reisseri* zu sein. Als Ursache der Artspaltungen kann eine isolierende glaziale Vereisung nicht angenommen werden, denn der Atlas dürfte in den Glazialperioden nur schwache Gletscherbildungen getragen haben. Näher liegt es, die isolierende, artbildende Ursache in sekundären Folgen der glazialen Klimaschwankungen, nämlich Verschiebungen der Pflanzenbedeckung zu sehen. Umgekehrt zu den Verhältnissen in Europa mag hier im nördlichen Afrika die Glazialperiode eine Zeit der Ausdehnung von Pflanzen und Tierwelt gewesen sein und die Interglazialzeiten mögen durch Vordringen eremischer Bildungen Pflanzen- und Tierwelt an den Gebirgen aufwärts und somit durch Wüsten getrennt in isolierte Areale getrieben haben. Wir wissen ja, daß sich die Eiszeit in Afrika als Pluvialzeit ausgewirkt hat, aber ebenso wie in Europa im Diluvium Kälte- und Wärmeperioden abwechselten, werden in Afrika feuchte und trockene Klimaperioden einander gefolgt sein. Sicher erscheint, daß die Ausprägung einer ganzen Artgruppe auf beschränktem Raume zur Voraus-

setzung hat, daß dieser Raum längere Zeit, also über mehrere Artbildungsperioden hinweg isoliert gewesen ist. Diese Voraussetzung trifft wohl in der Tat für das nordwestliche Afrika zu, wenn wir von kurzfristigen Verbindungen mit Spanien im Diluvium absehen. Die große Sahara-Scheide zwischen äthiopischer und päläarktischer Tierwelt mag während des Diluviums noch nicht so absolut wirksam gewesen sein wie gegenwärtig. Wir wissen bekanntlich, daß viele heute typisch äthiopische Säuger der Savannenlandschaft noch in historischer Zeit bis zum Nordrand des afrikanischen Kontinents verbreitet waren, aber im allgemeinen wird die Sahara doch mindestens seit der pliocaenen Versteppung Afrikas ihren Charakter als Faunenscheide sich erhalten haben. So sehen wir denn die Nordwestecke Afrikas im Westen und Norden durch das Meer, im Süden und Osten durch eremische Gebiete seit langem praktisch weitgehend isoliert. Berücksichtigen wir ferner, daß die ökologischen Verbreitungsoptima der Gattung *Procris* in montanen und alpinen Zonen liegen, so haben wir auch hierin eine wichtige Erklärung für die Herausbildung eines Entwicklungszentrums im gebirgigen Nordwestafrika.

Aber zu irgend einem Zeitpunkt im Pliocaen oder frühen Diluvium muß eine erstmalige Einwanderung von Vertretern des Genus in Nordwestafrika erfolgt sein, und schon oben wurde die Frage aufgeworfen, ob diese über Spanien von Norden her oder über Aegypten längs des Südrandes des Mittelmeers erfolgt ist. Ich möchte den südlichen Weg als im Augenblick wahrscheinlicher annehmen aus folgenden Erwägungen: Das nordwestafrikanische Zentrum zeigt außer der *cognata*-Gruppe noch mindestens 2 weitere endemische Arten, *cirtana* Luc. und *mauretanica* Nfck. Die erstere hat ihre nächsten Verwandten in der nordmediterran-vorderasiatischen *subsolana* Stgr. (= *cognata* Rmb.) und in der zentralasiatischen *solana* Stgr. Alle 3 Arten zeigen aber erhebliche taxonomische Abstände voneinander, sie sind zweifellos pliocaene oder frühdiluviale Disjunkten, keine Vikarianten, ähnlich wie bei der *pruni*-Gruppe. Zeitlich kann die Differenzierung von *cirtana* also sehr wohl zusammenfallen mit der der Urform der *cognata*-Gruppe und es spricht auch dieses Beispiel für relativ frühzeitige und dauerhafte Isolierung Nordwestafrikas. Eine ähnlich große oder noch größere morphologische Isolierung stellt die stumpf-fühlerige *mauretanica* dar. Die Zahl der verwachsenen Fühlerendglieder beträgt hier nach 2 ♂ die ich untersuchte nur 5—7,

die Art stellt also eine Uebergangsform zum stumpffühlerigen Typ dar und ist auch nach dem Genital eine nirgends näher anzuschließende, vielleicht also sehr ursprüngliche Form. Auch diese Tatsache paßt durchaus in unsere Vorstellungen über eine lange Abschließung der Nordwestecke Afrikas. Aber trotz dieser Isolierung müßte angenommen werden können, daß entwicklungsgeschichtliche Beziehungen zwischen Afrika und Spanien noch heute stärker erkennbar wären, wenn die Besiedelung des Atlas über Spanien erfolgt wäre, welches sicher während des ganzen Diluvium und vielleicht auch Pliocaen relativ günstige ökologische Bedingungen für *Procris*-Arten gewährt hat. Nehmen wir dagegen die östliche Einwanderung an, so sehen wir das ganze nordöstliche Afrika nebst Palästina, Syrien und Arabien als ein Gebiet, welches sicher seit langem keine ständigen günstigen ökologischen Voraussetzungen für eine Besiedelung mit *Procris*-arten geboten hat, immerhin aber zeitweilig ein Durchdringen von Osten her bis zum Atlas gestattet haben mag. Wenn wir in Vorderasien und Nordostafrika heute keine näheren Verwandten des nordwestafrikanischen Zentrums mehr antreffen, so kann das sehr wohl seine Ursachen darin haben daß in diesen ökologisch wenig günstigen weiten Gebieten Artbildung und Artvernichtung in öfterem Wechsel weit intensiver wirksam gewesen sind als in den Glazialrefugien des Mittelmeernordrandes. Immerhin bleibt abzuwarten, ob eine bessere Erforschung der marokkanischen Fauna das Bild doch wieder mehr zugunsten einer frühen spanischen Einwanderung ändert.

Als letztes geschlossenes Großzentrum endemischer *Procris*-arten haben wir nunmehr noch Iran zu behandeln. Sein Typus ist dem des afrikanischen Zentrum ganz ähnlich. Iran ist, wie schon mehrfach erwähnt wurde, Entwicklungszentrum der charakteristischen *capitalis*-Gruppe. Außer 4 Endemismen dieser Gruppe kennen wir bisher nur noch eine endemische *Procris*-Art aus Iran, *brandti* m. Sie vertritt einen offenbar recht alten Typ des Genus und steht gemeinsam mit *ampelophaga* Bayle stark isoliert im System. Auch hierin besteht also Uebereinstimmung mit dem afrikanischen Zentrum und wir können für Iran annehmen, daß es schon sehr frühzeitig und zum Teil recht dauerhaft gegen die Umwelt abgeschlossen wurde. Dieser Abschluß ist im Norden wohl das sarmatische Binnenmeer, im Süden sicher der Ozean, im Südwesten die mesopotamische Ebene mit Arabien als Wüstenhinterland gewesen und geblieben,

nur daß das Sarmaticum sich teilweise in Salzsteppe und Wüste umgebildet hat. Lediglich nach Osten und Westen waren Verbindungen, sogar über ziemlich zusammenhängende montane und alpine Zonen nach dem südlichen Zentralasien und nach Kleinasien hin möglich und sicher zeitweilig wirksam. Demzufolge finden wir in Chitral die dort offenbar endemische *chalcoclora* Hmps. aus der *capitalis*-Gruppe, die mir allerdings nur nach der Beschreibung bekannt ist, und nach Westen hat sich *capitalis* selbst abgetrennt und bewohnt heute als Endemismus Kleinasien und Teile der südlichen Balkanhalbinsel. Hierzu kommen als weitere Belege für die Beziehungen zum Westen die für Vorderasien und Iran gemeinsamen Arten *anatolica* Nfck. *obscura* Zell. und *graecca* ssp. *persica* Alb, letztere im nordiranischen Elbursgebirge. Nachweise der *Procris chloronota* Strgr. und *amasina* H. S. aus Iran sind bisher noch nicht bestätigt. Die einzige Species, die bisher Iran mit Zentralasien gemeinsam hat, *paupera* Christ. (= *hamifera* Jord.), scheint nur die nördlichen Randgebiete Irans zu bewohnen, wo sie vom Elbursgebirge und aus dem Achal-Tekke-Gebiet nachgewiesen ist.

Wenn wir nunmehr die Frage nach dem Alter der persischen *Procris*-Fauna stellen, so müssen wir von der Tatsache ausgehen, daß dieses Land im Pliocaen zweifellos eine große Rolle als Brücke zwischen der asiatischen und afrikanischen Tierregion gebildet hat und über diese Brücke sich die pliocaene Einwanderung asiatischer Tierformen in das heutige tropische Afrika vollzog. Wir dürfen also wohl in dieser damaligen Periode günstigere Klimaverhältnisse und reicheren Pflanzenwuchs für das heute teilweise ganz sterile Gebiet von Iran annehmen. Ich möchte weiter glauben, daß mit jener Einwanderungswelle die heute im südlichen Afrika verbreiteten, der Gattung *Zygaena* sehr nahe stehenden Arten in ihren Urformen dorthin gelangt sind. Da nun die ökologischen Verbreitungsgrundlagen der *Zygaena*-Arten denen der Gattung *Procris* ganz ähnlich sind und auch die geographische Verteilung der Arten sehr große Analogien aufweist, z. B. in der starken mediterran-vorderasiatischen Entfaltung des Genus und seinem fast völligen Fehlen in Ostasien, — auch von den Kanaren ist, wie bei *Procris*, keine Art bekannt, — so sollte man erwarten, daß mit der Einwanderung der *Zygaena*-Formen in Afrika auch *Procris*-Formen pliocaen dorthin gelangt sind. Indessen ist aus der äthiopischen Region bisher keine Art dieser Gruppe, nicht einmal eine Spezies aus

dem Bereich der ganzen Subfamilie der Chalcosiinae nachgewiesen worden. Lediglich aus dem palaearktisch-äthiopischen Grenzgebiet der Cyrenaica hat neuerdings Turati eine Art *kruegeri* beschrieben¹⁾, die er zur Gattung *Procris* stellt. Ich habe leider über diese zweifellos für den ganzen entwicklungsgeschichtlichen Fragenkomplex wichtige Form noch nichts erfahren können.

* Aus dem Fehlen der *Procris*-ähnlichen Tiere in der äthiopischen Region können wir folgende Schlüsse ziehen. Entweder hat dieser Zweig der in Süd- und Ostasien hochentwickelten Subfamilie der Chalcosiinae den vorderasiatisch-iranischen Raum erst erreicht, als die asiatische Einwanderung in die äthiopische Region bereits abgeschlossen und unterbrochen war. Dann dürfen wir also das Alter der mediterran-vorderasiatischen *Procris*-Gruppen mit großer Wahrscheinlichkeit niedriger einsetzen, als das der Urformen der Gattung *Zygaena* hier. Oder aber es hat sich der schwache *Procris*-Zweig, den die Chalcosiinae als einzigen außer der Gruppe der Reliktform *Aglaope infausta* L. nach Vorderasien-Europa entsandten, soweit wir das aus den rezenten Formen schließen können, in jener Zeit gewissermaßen hier totgelaufen und hat vielleicht nicht die Kraft besessen, wie die zu damaliger Zeit möglicherweise schon stärker entwickelten Gattung der *Urzygaena*, die verschiedenen ökologischen Widerstände mit geeignet angepassten Arten zu überwinden, oder seine Vertreter starben bei dieser Ueberwindung in den fraglichen Gebieten aus, ehe sie wieder optimalen Lebensraum, wie etwa rezent in Südafrika, erreichten. Die *Procris kruegeri* könnte dann als Relikt aus jener Periode angesehen werden und müßte sehr ursprüngliche Merkmale des Genus tragen. Keinesfalls möchte ich aus allen erwähnten Ueberlegungen heraus das Alter der iranischen *Procris*-Endemismen in ihren Urformen weiter als in das mittlere Pliocaen zurückverlegen. Seit dieser Zeit frühestens kann somit der heutige Verbreitungsraum der iranischen *capitalis*-Gruppe und der altertümlichen *Procris brandti* seinen Abschluß gegen das zentralasiatische und weniger wirksam gegen das mediterrane Zentrum erfahren haben, während die Beziehungen beispielsweise zwischen Zentralasien und Europa noch diluvial und postglazial über die pontischen Steppengebiete ohne große ökologische Widerstände blieben und daher noch heute wesentlich auffälliger sind.

¹⁾ Atti Soc. Ital. Milano, 69, p. 50, 1930.

Nächst den vorstehend besprochenen Verbreitungszentren sind einige andere entwicklungsgeschichtlich von geringerer Bedeutung oder in ihrer Bedeutung noch nicht klar erkennbar. Hierbei handelt es sich zunächst um Italien, welches lediglich 2 endemische Arten, *tenuicornis* Zell. und *alpina* m. besitzt, ferner um die Balkanhalbinsel, die eigentlich ohne Endemismen, aber für einige Arten ein Hauptfluggebiet ist, das nur wenig über die Halbinsel hinausgreift, und schließlich noch Kleinasien, Syrien und Armenien, wo eine Anzahl Endemismen vorkommen, deren genauere Verbreitungsgrenzen in Vorderasien noch nicht klar erkennbar sind. Das nordöstliche Mediterrangebiet in seiner Gesamtheit stellt andererseits das Entwicklungszentrum einer sehr wichtigen, und offensichtlich recht jungen Gruppe dar, nämlich der Arten vom *chloros-graeca*-Typ. 5 von 6 Arten dieser Gruppe kommen in Kleinasien-Syrien vor, Spanien erreicht nur noch eine von ihnen, Nordafrika und Iran ebenfalls nur je eine Spezies, Frankreich und Deutschland beherbergen 2 Arten, in Zentralasien findet sich keine mehr, während Südrußland noch 3 Arten besitzt. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der stumpffühlerigen Gruppe. Sie hat ihre optimale Entwicklung rezent in nordmediterranen Raum. Nordafrika und Zentralasien erreichen nur noch ganz wenige Arten, aber auch in Kleinasien finden wir nur noch 2 oder 3 Species, dieser Gruppe, während die Balkanhalbinsel und Spanien heute die Hauptverbreitungszentren sind. Sowohl bezüglich der *graeca*-Gruppe als auch der stumpffühlerigen Arten haben wir es vorwiegend also um Entwicklungszentren vom Typ 3 unseres Schemas zu tun, die Artdifferenzierung geht hier aber zweifellos auf die eiszeitliche Isolierung zurück und diese Gruppen als die offenbar jüngsten Entwicklungszweige des Genus *Procris* bieten einen besonders günstigen Einblick in ihren stammbaummäßigen Aufbau. Näheres soll dem speziellen Teil der Arbeit vorbehalten bleiben.